Die Kiemen von Limulus und die Lungen der Arachniden

VON

PROF. DR. J. VERSLUYS.

(Mit 8 Textfiguren).

In der Diskussion der Verwandtschaft von *Limulus* hat der Vergleich seiner Kiemen mit den Tracheenlungen der Arachniden eine wichtige Rolle gespielt. Sollen, wie es die Lankester'sche *Limulus*-Theorie will, die Land-Arachniden von den Merostomen abstammen, so müssen die Tracheenlungen aus den Kiemen der Merostomen hervorgegangen sein. Die sehr grosse Ähnlichkeit in Bau und Lage führt zur Annahme einer Homologie dieser Organe. Wir sind dann aber auch gezwungen zu versuchen, sie aufeinander zurückzuführen, das heisst den Bau des einen Typus aus dem andern abzuleiten.

Neben einigen geringfügigen Unterschieden im Bau ist ein wesentlicher Unterschied in der Lage der Atmungsorgane vorhanden. Die Kiemen der Merostomen liegen frei an der Hinterseite der Blattfüsse, während die Tracheenlungen im Inneren des Körpers liegen und die Luft nur durch ein enges Stigma Zutritt zu ihnen hat. Dieser Unterschied ist in seiner funktionellen Bedeutung leicht verständlich. Während bei den landbewohnenden Arachniden eine mehr geschützte Lage der zarten Lungenlamellen notwendig sein muss und das Stigma immerhin für die Erneuerung der Luft genügt, würde eine ähnliche Lage der Atmungsorgane bei *Limulus* keine ausreichende Erneuerung des Atemwassers gestatten. Andrerseits ist eine so gänzlich eingesunkene Lage wie ihn die Tracheenlungen aufweisen, bei den in Wasser funktionierenden Kiemen auch nicht notwendig.

Aber wenn auch dieser Unterschied durch die anderen Bedingungen, welche das Medium stellt, verständlich wird, so muss doch geprüft werden, ob sich entsprechend der *Lankester'-schen* Auffassung von der Verwandtschaft der Archniden und Merostomen, die Tracheenlungen aus den Kiemen der Merostomen herleiten lassen.

Lankester brachte selbst einen Versuch einer solchen Ableitung in seiner ersten Arbeit über das *Limulus*-Problem (1881) und modifizierte seine Hypothese dann bald in wesentlichen Punkten (1885). Seine beiden Hypothesen waren aber sehr wenig glücklich und er schloss sich später einer Darstellung der Umbildung der Kiemen zu Tracheenlungen an, welche Kingsley (1885, 1893) gegeben hat. Eine etwas andere Darstellung der Umbildung der Kiemen zu Tracheenlungen gab Mac Leod (1884). Diese Hypothesen müssen sich gleichzeitig auch befassen mit der Frage nach dem Verbleib der Blattfüsse von *Limulus* bei den Archniden, wo die Blattfüsse fehlen.

Kingsley's Hypothese stützt sich auf Überlegungen wozu ihn die Untersuchung der Ontogenie von *Limulus* führte. Seiner Ansicht nach kann man sich die Umbildung der Kiemen von *Limulus* zu Tracheenlungen etwa wie folgt denken (1885, p. 537): "The change in "the needs of the animal owing to its assumption of a terrestrial in place of an aquatic life

"would seem to be sufficient to account for a part. Such a change in habit would necessitate "a protection for the respiratory organs, and this would be best secured by an outgrowth of "the surrounding parts, so that finally appendages and gills would be enclosed in pits, the "openings of which would then grow smaller..... As I have mentioned above, the process "of formation of the gillleaves is largely by a process of out-"growth, but there is also a slight ingrowth, especially notice-"able at the distal portion of the appendage. This, however, "disappears with growth, but is very noticeable in all my sections. "To transform the gill of *Limulus* into the lung of *Scorpio* it is "only necessary that, together with the sinking of the whole "organ, as described above, the impushings of the integument "to form the lamellae should be exaggerated, and the outgrowths "correspondingly decreased." Nebenstehende Figur 1 verdeutlich obige Auffassung von Kingsley.

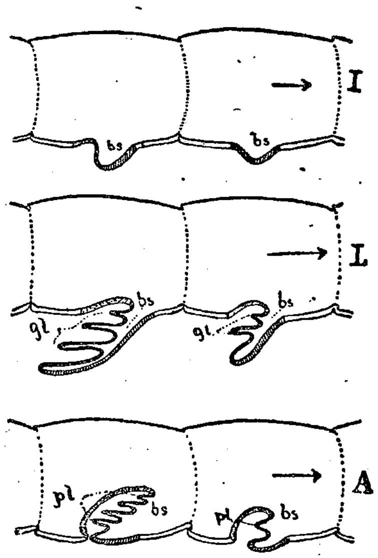


Fig. 1. Schemata der Atmungsorgane bei L *Limulus*, I einem Übergangszustand und A einem Arachniden. Nach Kingsley, 1893, p. 226. Entsprechende Abschnitte der Haut sind in der gleichen Weise angegeben, schwarz, schraffiert oder punktiert.
bs Blutraum; *gl* Kiemenlamellen; *pl* Lungenlamellen. Die Pfeile weisen nach vorne.

Durch Kingsley's Theorie gewann die Ontogenie der Tracheenlungen eine grosse Bedeutung und wurde dann auch Gegenstand einer ziemlichen Zahl von Untersuchungen. Schon Kingsley (1885, p. 536) wusste, dass nach Metschnikoff (1871, p. 225) die Tracheenlungen sich bei Skorpioniden als Einstülpungen der Körperwand dicht unter den Gliedmassenanlagen des Abdomens bilden, und sah darin eine Erinnerung an die Lage der Atmungsorgane bei den Stammformen an der Hinterseite der Blattfüsse, wobei er eine Homologie der Blattfüsse, mit abdominalen Gliedmassen annahm. Dies ist eine bedeutungsvolle Beobachtung, da sie als Beweis sowohl für die Homologie der Tracheenlungen mit den *Limulus*-Kiemen, wie für den primitiven Charakter der Atmungsorgane auf Gliedmassen, wie bei *Limulus*, verwertet wurde.

Die Angabe von Metschnikoff wurde von einer ganzen Reihe von Untersuchern bestätigt, und zwar sowohl für Skorpioniden wie für *Araneae*. Es besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Anlage der Tracheenlungen und der der rudimentären abdominalen Gliedmassen bei den genannten Arachniden, indem die ersten Lungenlamellen bei *Araneae* und Scorpioniden auf der Hinterseite dieser Gliedmassenanlagen gebildet werden und die Gliedmassenanlage bei ihrer späteren Rückbildung in die Aussenwand der Lungentaschen, die sog. Elytra (Janeck, 1909, p. 606) oder Opercula, übergeht.

So liegt in der Kingsley'schen Hypothese eine Theorie vor, die recht gut mit der Ontogenie der betreffeuden Organe in Einklang steht (vergleiche Kassianow, 1914, p. 170 ff). Etwas anders hat Mac. Leod den Vorgang zu rekonstruieren versucht. Er nimmt eine Verwachsung der ganzen mittleren Partie der Blattfüsse mit der Brust an und lässt die Blattfüsse in die ventrale Bauchwand, in die Sternite, aufgehen. Es heisst bei ihm (1884, p. 18): „Supposons „en premier lieu un allongement considérable de l'abdomen de la Limule sans aucun autre „changement. Cette modification aura pour résultat de faire cesser l'imbrication des membres „respiratoires: ceux-ci seront désormais placés les uns à la suite des autres sans se toucher. „Supposons maintenant que la portion sternale de chaque membre respiratoire s'élargisse „considérablement et se soude sur *toute sa longueur* à la face ventrale de l'abdomen. Nous „arriverons ainsi, par des modifications à peine sensibles, par de simples soudures à un „abdomen qui aura la plus grande analogie avec un abdomen de scorpion où chaque poumon „serait remplacé par une branchie. Chacune des branchies ainsi constituées se composerait „d'une plaque quadrangulaire, libre par ses bords postérieurs et externes, fixée par ses bords „antérieurs et internes, et portant à sa face dorsale un paquet de lamelles respiratoires; „celui-ci serait situé dans une dépression de la face ventrale de l'abdomen, tandis que la „*lame* se trouve au niveau du tégument abdominal général...." „La Limule passe mainte-„nant de la vie aquatique à la vie aérienne: la quantité d'eau qui humide les branchies

„devient de moins en moins considérable et il arrive un moment où l'animal emporte une „petite provision d'eau dans ses cavités branchiales à chacune de ses excursions sur la terre „ferme, à peu près de la même manière que le font beaucoup d'espèces de Crabes. A partir „de ce moment, les lamelles branchiales n'ont plus été soutenues convenablement par le „liquide ambiant: elles ont cherché un appui sur les parois de la chambre branchiale, aux-„quelles elles se sont soudées par leurs bords. De là aussi la nécessité d'une ventilation plus „énérgique, qui a été facilitée par le rétrécissement de l'orifice de communication entre la „chambre branchiale et l'extérieur; ce retrécissement a été obtenu par la soudure de plus „en plus complète du bord externe de la lame branchiale à la paroi ventrale de l'abdomen. „Quand toutes ces soudures furent complètes, quand elles eurent atteint le dégré que nous „trouvons chez les Arachnides, l'appareil respiratoire de la Limule avait cessé de mériter le „nom de branchie; c'était devenu un véritable poumon."

Die Sternite der Arachniden hätten sich nach dieser Auffassung gewissermassen aus den Blattfüssen von Limulus entwickelt.

Wenn auch zugegeben werden muss, dass diese Hypothesen mit einer Reihe von Tatsachen in Einklang stehen, so können wir uns denselben dennoch nicht anschliessen.

Zunächst führt die Auffassung, dass die Tracheenlungen aus auf Gliedmassen stehenden Kiemen hervorgegangen sind, zu ganz bedenklichen Konsequenzen. Deutet man die Blattfüsse von *Limulus*, wie es üblich ist, als echte Gliedmassen, dann ist das 2. Paar den Kämmen oder Pectines der Scorpione homolog, da die Kämme sicher Gliedmassen sind und die Segmente einander entsprechen. Am gleichen Segmente finden wir aber bei den *Pedipalpi* und den tetrapneumonen *Araneae* typische Tracheenlungen. Das entsprechende Kiementragende Gliedmassenpaar von *Limulus* soll also beim Erwerb des Landlebens bei einem Teil der Arachniden zu einem Paare Tracheenlungen und ihren Elytren, beim *Scorpion* zu den Pectines umgebildet worden sein. Nun kann man, wie Purcell (1909, p. 88) hervorgehoben hat, sich schwerlich denken, dass die Kämme sich entwickelt haben aus Gliedmassen, die schon im Abdomen eingesunken und zu Tracheenlungen geworden waren; ebensowenig kann man annehmen, dass die Kämme, die keine Atmungsorgane mehr sind, später wieder bei einem Teil der Arachniden zu Tracheenlungen hätten umgebildet werden können. Durch diese Überlegung wird man dann zur Auffassung gezwungen, dass die Entwicklung der abdominalen Gliedmassen und ihrer Kiemen zu Tracheenlungen bezw. Pectines in der zu den Scorpioniden führenden Entwicklungsreihe getrennt von der ähnlichen Umbildung dieser Organe bei den zu den *Araneae* und *Pedipalpi* führenden Stamm vor sich ging. Das heist, man wird zu der Annahme gebracht, dass die Scorpioniden sich getrennt von den übrigen Tracheenlungen besitzenden Arachniden aus den Merostomen entwickelt haben. Diesen Schluss hat Purcell denn auch gezogen; es heisst bei ihm (1909, p. 88): "I consider therefore, that the lung-books of "the scorpions and those of the spiders must have been derived from branchiate appendages "quite independently of each other, and that the terrestrial Arachnids are not monophyletic "but must have had at least a diphyletic origin from primitive aquatic Arachnids with six "pairs of abdominal branchiate appendages on the eight to thirteenth somites".

Die Ableitung der Tracheenlungen aus Kiemen, wie sie von Kingsley und von Mac Leod gegeben worden ist, zwingt uns also einen diphyletischen Ursprung der Tracheenlungen der Scorpioniden und der übrigen Arachniden anzunehmen, trotz des gleichen Baues dieser Organe.

Sehr schwierig scheint uns bei dieser Ableitung der Tracheenlungen aus Kiemen auch eine Erklärung der Herkunft der Spinnwarzen der *Araneae* zu sein. Die Spinnwarzen, jedenfalls die äusseren, sind wohl sicher hervorgegangen aus rudimentären Gliedmassen des 3. und 4. abdominalen Segmentes (das Prägenitalsegment lassen wir ausser Betracht). Diese Ansicht ist durch Montgomery (1909 B, p. 321, 322, 329) und Kautsch (1910, p. 565—570) wieder bestätigt worden. Nun sollen aber nach der *Limulus*-Theorie die entsprechenden Gliedmassen bei den Stammformen kiementragende Blattfüsse gewesen sein, die zunächst in

Tracheenlungen umgeändert wurden, wie die Skorpioniden zeigen, um schliesslich zu Spinnwarzen zu werden (vergl. auch Purcell, 1909, p. 90—91)!

Eine andere wesentliche Schwierigkeit welche sich aus der Ableitung der Atmungsorgane der Arachniden aus Kiemen ergibt, ist, dass man eine wiederholte, unabhängige Entstehung der Tracheen bei den Arachniden annehmen muss. Eine einmalige Entstehung von Tracheen aus Lungen, womit Lankester wohl glaubte auskommen zu können, wäre ja denkbar, doch wird dieser Vorgang um so unwahrscheinlicher, je öfter er angenommen werden muss. Und es muss eine wiederholte Entstehung von Tracheen angenommen werden, sobald man sich der Limulus-Theorie von Lankester anschliesst und dementsprechend für die Stammformen der Arachniden aus Kiemen hervorgegangenen Tracheenlungen als Atmungsorgane annimmt. Pocock (1893, p. 17) und Laurie (1897, p. 46—47) haben dies schon betont. Börner hat (1904, p. 156) einen Stammbaum der Arachniden gegeben, wobei die tracheaten Ordnungen nahezu alle selbständig aus pulmonaten Formen hervorsprossen, sodass eine fünfmalige unabhängige Entstehung von Tracheen bei den Arachniden mit diesem Stammbaume verknüpft ist. Die Unwahrscheinlichkeit dieses Vorganges wird auch dann nicht geringer, wenn man bei den gemeinsamen Ahnen (die Stammformen der *Pedipalpi*) mit Börner eine „Tendenz" zur Bildung von Tracheen annimmt, wo doch diese „Tendenz" im Bau der Tracheenlungen dieser Ahnen noch nicht zum Ausdruck gekommen sein konnte. Jeder Versuch, die bekannten Arachnidenformen von einer pulmonaten Stammform abzuleiten, zeigt uns gleich, dass dann die tracheaten Arachniden nicht monophyletisch entstanden sein können. (Man vergleiche auch die Stammbäume von Lankester, 1881, p. 649, p. 649, und Carpenter, 1903, tab. 6, und die Arbeit von Purcell, 1910).

Auf noch eine weitere Schwierigkeit sei kurz hingewiesen. Die *Araneae* zeigen uns, dass Tracheen an Stelle von Tracheenlungen auftreten und so kann man mit den Anhängern der *Limulus*-Theorie die Entstehung von Tracheen am Abdomen annehmen. Nun treten aber bei den Arachniden auch Tracheen auf, deren Stigmata am Cephalothorax liegen, so bei den Solifugen und Acariden. Mit der Annahme einer Verlagerung der Tracheen mit ihrem Stigmata vom Abdomen auf den Cephalothorax, die ja an sich denkbar ist, kommt man schwerlich aus, besonders nicht bei den *Cryptostigmata* unter den Acariden. Diese besitzen, soweit sie nicht tracheenlos sind, vier Paare von Stigmata die an den Insertionsstellen (acetabula) der vier Beinpaare liegen (Oudemans, 1906; Reuter, 1909, p. 58 ff). Soll man hier annehmen, dass 4 Paare von Tracheen mit ihren Stigmata in der Weise vom Abdomen nach vorne verschoben seien, dass sie regelmässig ihre Reihenfolge und Entfernung bewahrten und schliesslich an den Hüften der 4 Beinpaare zu liegen kamen? Reuter sagt (1909, p. 72) hierüber ganz zutreffend, diese Erklärung würde bedeuten „dass Gebilde die ursprüngliche auf innigste Weise „an vier opisthosomale („abdominale") Extremitätenpaaren gebunden waren, in nahe Be„ziehung zu ebensovielen prosomalen („cephalothoracalen") Extremitäten getreten seien." So müssen wir annehmen, dass es neben den aus Tracheenlungen hervorgegangenen Tracheen am Abdomen, bei den Arachniden, jedenfalls bei den Acariden, auch noch Tracheen am Cephalothorax gebe, die anderer Herkunft seien.

Es geht hieraus klar hervor, dass die *Limulus*-Theorie uns in Bezug auf die Atmungsorgane zur Aufstellung von durchaus unwahrscheinlichen Hilfshypothesen und Homologisierungen zwingt. Hier liegen wesentliche Schwierigkeiten vor, die sich nicht beseitigen lassen.

Bei den Theorien von Lankester, Mac Leod und Kingsley handelt es sich um eine direkte Ableitung der Tracheenlungen von den Kiemen von *Limulus*. A priori kann aber bei einem solchen phylogenetischen Probleme auch an eine Ableitung beider Typen von Atmungsorganen von einem dritten, einfacheren Ausgangszustand gedacht werden. Hierauf hat Heymons hingewiesen (1905, p. 434); er ist geneigt „..... die Cheliceraten (*Limulus* und die „Arachniden) auf gemeinsame an feuchten Orten lebende Vorfahren (Ufertiere) zurückzuführen, „bei denen die heutzutage allerdings sehr auffallende Differenzierung der Atmungsorgane „noch nicht so stark ausgeprägt war. In analoger Weise pflegen noch jetzt bei den recenten „niederen Insekten und niederen Myriapoden, die nur an feuchten Orten vorkommen, die

„Atmungsorgane noch nicht so einseitig ausgebildet zu sein, indem sowohl Tracheen als auch „gleichzeitig kiemenähnliche in diesen Fällen ausstülpbare Bläschen zur Atmung dienen." Im gleichen Sinne hat sich Reuter (1909, p. 66—67; vergleiche auch Kautsch, 1910, p. 591) ausgesprochen.

Weder Heymons noch Reuter haben ausgeführt, wie man sich den indifferenten Ausgangszustand der Kiemen und Tracheenlungen etwa vorstellen soll. Uns scheint es, dass sobald man einen wirklich indifferenten Zustand annehmen will, dies nur auf Kosten derjenigen Spezialisierungen sein könnte, worin die Kiemen und Tracheenlungen übereinstimmen und die gerade so auffallend sind. Das Interessante ist eben, dass Kiemen und Tracheenlungen die recht eigenartigen Lamellen gemeinsam haben, also den gleichen spezialisierten Zustand aufweisen.

Gegen die Auffassung von Heymons und Reuter spricht besonders die sehr nahe Verwandtschaft der Gigantostraken mit den Skorpioniden. Kassianow (1914, p. 173) hat aus ähnlichem Grunde diese Auffassung zurückgewiesen. Es ist hier eben kein Platz für eine indifferente, wenig spezialisierte Stammform; dazu sind die Gigantostraken und Skorpioniden einander gerade in ihren Spezialisierungen zum Teil zu sehr ähnlich.

So kommen wir zum Ergebnis, dass eine Ableitung der Atmungsorgane der Merostomen und Arachniden aus irgend einem indifferenten Ausgangszustand abgelehnt werden muss. Auch hier finden wir keinen annehmbaren Ausweg aus den Schwierigkeiten, welche der *Limulus*-Theorie aus den besonderen Verhältnissen der Atmungsorganen der Arachniden erwachsen.

Und dies liegt daran, dass die Voraussetzungen, wovon die *Limulus*-Theorie Lankester's bei der Beurteilung der Atmungsorgane ausgeht, nicht zutreffende sind. Es ist nämlich umrichtig, wenn man, wie Lankester und Kingsley, die Tracheenlungen der Arachniden ableitet von Kiemen, *die an der Hinterseite von Gliedmassen liegen*. Denn die Kiemen der Merostomen liegen nicht an der Hinterseite von Gliedmassen, sondern von Sterniten. Dies geht unzweideutig aus einer Betrachtung der Gigantostraken hervor, der ausgestorbenen, primitiven, und viel mehr skorpionidenähnlichen Vorläufer von *Limulus*. Die Kiemen liegen hier zwar auf beweglichen Platten an der Ventralseite des Abdomen, aber diese Platten sind keine richtigen Gliedmassen, sondern Sternite, wie sie auch die Bauchseite des Praeabdomen der Skorpioniden und anderer Arachniden bedecken. Diese Auffassung drängt sich beim Vergleich der Gigantostraken mit Skorpioniden ohne weiteres auf. Sie ist auch nicht neu, denn in der Literatur werden die Blattfüsse der Gigantostraken manchmal als Sternite bezeichnet, in neuerer Zeit z. B. von Sarle (1903, p. 1093) und von Clarke & Ruedemann (1912, p. 60, 65). Die drei letzten Blattfüsse der Gigantostraken sind immer ganz einfache Platten, ganz sternitenähnlich, nur beweglich. Vergleicht man die Lage der Atmungsorgane, so zeigt sich, dass die Kiemen der Gigantostraken zu den Blattfüssen genau die gleiche Lage einnehmen wie die Tracheenlungen zu den Sterniten beim Skorpion. Ein Unterschied liegt hier nur in soweit vor als die Kiemen sehr viel grösser sind als die Blätter der Tracheenlungen, und in einem viel grösseren Raume liegen, der statt durch ein enges Stigma, längs dem ganzen Hinter- und dem grössten Teil des Seitenrandes des Sternites mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Man denke sich den Hohlraum der Tracheenlungen sehr stark erweitert; weiter die Stigmata am Hinterrande der Sternite liegend, — wo sie ja bei den *Pedipalpi* und den *Araneae theraphosae* gefunden werden, und vermutlich auch bei palaeozoischen Skorpioniden, wie *Palaeophonus* lagen — und so sehr verbreitert, dass die Stigmata eines Paares einander in der Medianlinie erreichen und den ganzen Hinterrand und einen grossen Teil des Seitenrandes der Sternite begleiten — dann hat man einen Zustand wie ihn etwa die Atmungsorgane und Blattfüsse der Gigantostraken aufgewiesen haben müssen.

Zu Gunsten dieses Vergleichs fällt schwer ins Gewicht, dass neben den Blattfüssen an den entsprechenden Segmenten keine Sternite bei den Gigantostraken vorhanden sind, wohl aber ein typischer Sternit am ersten darauffolgenden Segmente, wo kein Blattfuss auftritt.

Sowohl die nach oben gekehrte Seite der Blattfüsse wie die von diesen verdeckte Bauch-

seite der Gigantostraken werden von einer dünnen Chitinhaut bedeckt, die der Wand des Hohlraums einer Tracheenlungen durchaus entspricht.

Man darf demnach in den sogenannten Blattfüssen der Gigantostraken nur Sternite sehen. Deutet man sie als Gliedmassen, so muss man auch die Sternite der Segmente 3 bis 6 des Praeabdomens der Skorpioniden als Gliedmassen deuten (die mit der Bauchwand verwachsen seien, etwa wie es Mac Leod in seinem Vergleich ausführt). Dies lässt sich aber nicht aufrecht halten. Schon die Ontogenie zeigt, dass zwar bei den Skorpioniden Gliedmassen an diesen Segmenten angelegt werden, dass diese aber klein bleiben; auf keinen Fall geht das ganze Sternit aus ihnen hervor, sondern sie werden nur mit ihrem Materiale bei ihrer Rückbildung in den Sterniten aufgenommen. Wir haben es hier zweifellos, auch bei den Blatt-

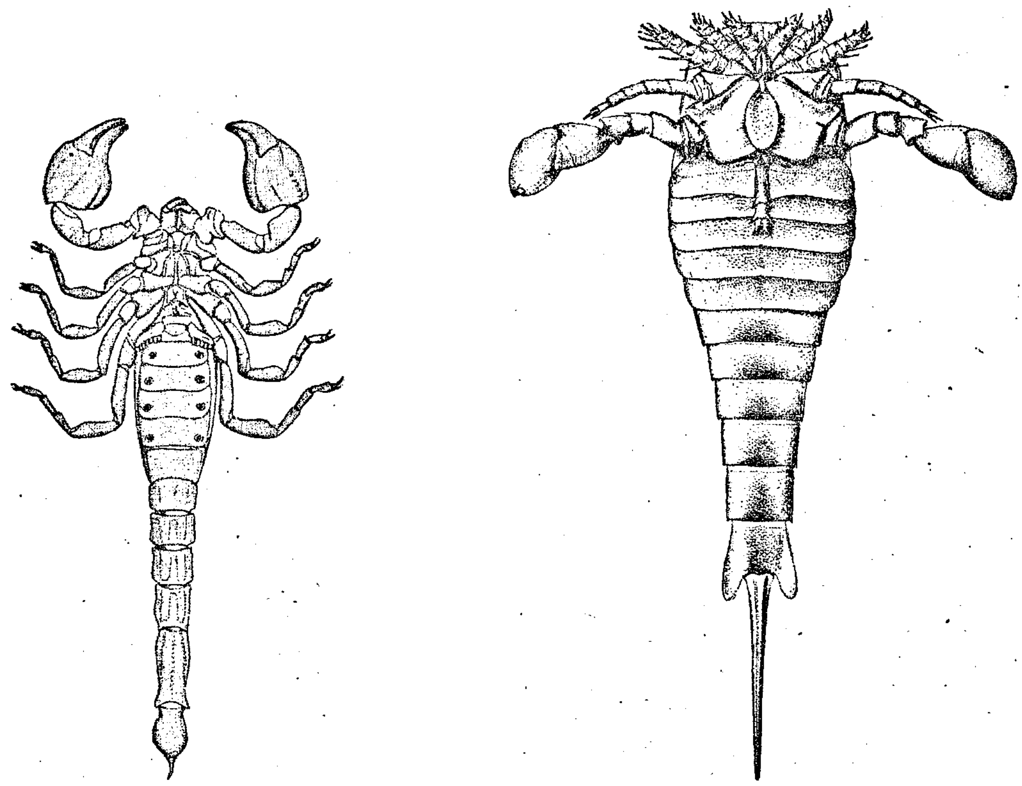


Fig. 2. *A* Unterseite eines Skorpions (*Brotheas*) und *B* eines Gigantostraken (*Eurypterus*) zum Vergleich der Blattfüsse mit Sterniten. Fig. A nach Lankester, Benham & Beck, 1885 tab. 80, Fig. 8: Fig. B nach Holm, 1898, tab. 2 Fig. 1.

füssen der Gigantostraken, mit Sterniten zu tun; Sterniten und Gliedmassen aber sind ganz verschiedene Gebilde.

Bei der zweifellos vorhandenen engen Verwandtschaft der Gigantostraken und *Limulus*, müssen dann auch die Blattfüsse dieses letzteren als Sternite gedeutet werden. Ihr mehr komplizierter Bau berechtigt noch nicht zur Auffassung, dass sie unbedingt echte Gliedmassen seien; er ist nicht so kompliziert, dass er nicht durch Anpassung an neue Lebensbedingungen entstanden sein kann. Die Ähnlichkeit mit den Spaltfüssen der *Crustacea*, die vielfach angenommen wird, ist eine sehr oberflächliche. In diesen modifizierten Sterniten sind die Reste abdominaler Gliedmassen mit enthalten und mögen vielleicht etwas zur Komplikation des Baues der Blattfüsse beitragen.

Durch die Homologisierung der Blattfüsse mit Sterniten fällt eine wesentliche Schwierigkeit bei der Vergleichung des Baues der Merostomen und Arachniden fort. Die Blattfüsse mit ihren Kiemen und die Tracheenlungen sind dabei nicht mehr homolog den Pectines der Skorpione oder den Spinnwarzen der *Araneae*, denn letztere sind Gliedmassen, erstere nicht.

Der Vergleich der Blattfüsse mit Sterniten führt nun zu einem ganz anderen Urteile über die Beziehungen der Atmungsorgane der Merostomen und der Arachniden, als die alte

Lankester'sche *Limulus*-Theorie. Erkennt man nämlich die Blattfüsse als bewegliche Sternite, dann ist es klar, dass die normal entwickelten, unbeweglichen Sternite der Skorpioniden und anderer Arachniden den ursprünglichen Zustand zeigen, die beweglichen Sternite der Merostomen den sekundären, abweichenden Zustand. Daraus geht dann aber auch hervor, dass die Atmungsorgane der Gigantostraken, die Kiemen also, den abgeleiteten Zustand darstellen. Denn solange die Atmungsorgane unter unbeweglichen Sterniten verborgen liegen und durch ein enges Stigma nach aussen münden, können es nur für die Luftatmung geeignete Lungen sein; für eine Funktion als Kiemen, sind sie ungeeignet, da das Wasser nicht in genügender Weise Zugang hat. Erst durch die Loslösung der Sternite von der Bauchwand wird ein genügender Zutritt von Wasser zu den Atmungsorganen möglich; die damit erworbene grosse Beweglichkeit der Sternite gestattet erst die für eine Funktion der Kiemen notwendige ergiebige Erneuerung des Atemwassers.

Es zeigt sich also, dass die Kiemen gegenüber den Tracheenlungen einen sekundären Zustand darstellen. Nicht eine Umbildung von den *Limulus*-Kiemen zu Tracheenlungen, sondern von Tracheenlungen zu Kiemen hat stattgefunden. Dabei ist diese Umbildung eine sehr einfache gewesen, denn bei der Homologisierung der Blattfüsse mit Sterniten ist die Lage von Kiemen und Tracheenlungen die gleiche, nach innen bezw. nach hinten von den Sterniten. Es ist hier kein Unterschied in der Lage zu erklären durch Hilfshypothesen, wie es es die Lankester'sche Theorie tun muss, die in den Blattfüssen Gliedmassen erblickt, bei welcher Deutung die Kiemen ausserhalb des Körpers, die Tracheenlungen aber innerhalb des Körpers liegen. Unsere Auffassung zwingt nur zur Annahme einer erheblichen Vergrösserung der Tracheenlungen und ihrer Mündungen, und dies bedeutet eine sehr einfache Anpassung an neue durch ein Meeresleben gegebene Verhältnisse.

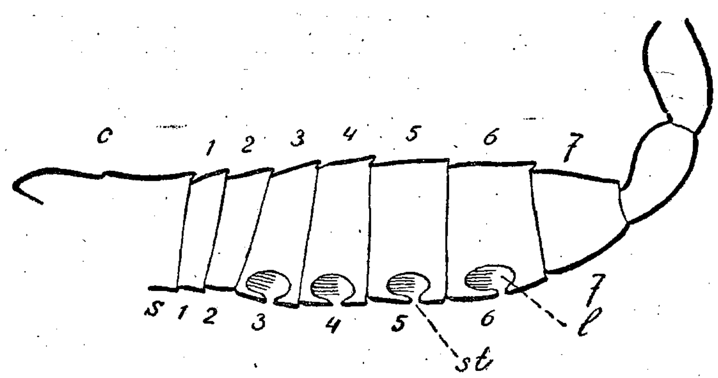


Fig. 3 *A*.

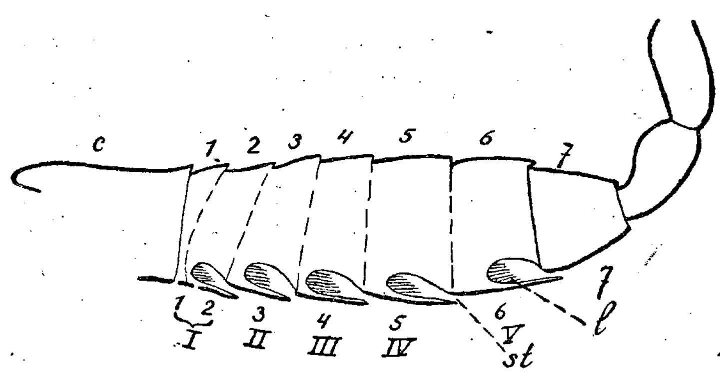


Fig. 3 *B*.

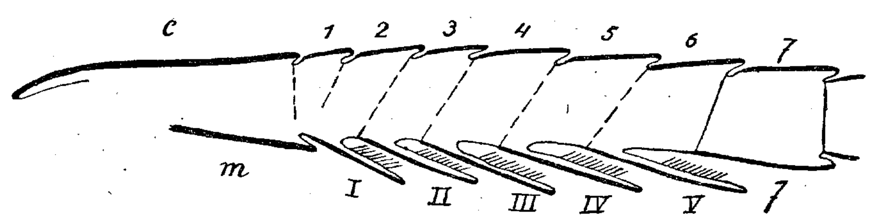


Fig. 3 *C*.

Fig. 3. Schematischer vertikaler Längsschnitt durch: A einen Skorpion, B eine hypothetische Übergangsform, C einen Gigantostraken, um die Umbildung der Tracheenlungen zu Kiemen und der Sternite zu Blattfüsse zu zeigen.

c. Cephalothorax; *l.* Lungenlamellen; *m.* Metastoma; *s.* Sternum; *st.* Stigma, 1—7 die sieben praeabdominalen Segmente, wovon ventral 1 und 2 dem ersten, 3 bis 6 dem 2. bis 5. Blattfüsse der Gigantostraken entsprechen; I—V die 5 Blattfüsse, welche die Kiemen tragen.

Obenstehende Figuren 3 sollen den Vergleich in schematischer Weise klarstellen.

Die hier vertretene Ableitung der Kiemen und Tracheenlungen bringt keine Erklärung für den Zusammenhang der Anlagen der Tracheenlungen mit den rudimentären abdominalen Gliedmassen bei den Skorpioniden und den *Araneae.* Sie muss diese Beziehung als etwas Gegebenes hinnehmen, kann sich aber dabei doch darauf berufen, dass die Tracheenstigmata wohl in der unmittelbaren Nähe der Coxae der Gliedmassen liegen, z. B. bei den Solifugen das eine thoracale Stigmenpaar, und alle 4 Stigmenpaare der *Cryptostigmata* unter den Aca-

riden. Es liegt auch nichts Befremdendes darin, dass das Bildungsmaterial der rudimentären abdominalen Gliedmassen bei der Bildung der in ihrer unmittelbarsten Nähe entstehenden Tracheenlungen herangezogen wird.

Besonders wichtig ist es, dass die sehr verwickelten Hilfshypothesen, welche die Lankerster'sche *Limulus*-Theorie in Bezug auf die Herkunft des Tracheensystems aufstellen muss (vergleiche oben) umgangen werden. Die Lankester'sche Theorie geht von den Kiemen der Merostomen als die ursprünglichen Atmungsorgane aus; daraus sind die Tracheenlungen hervorgegangen, als die ersten Atmungsorgane der Arachniden und später müssen sich dann bei den Arachniden die Tracheen entwickelt haben und zwar polyphyletisch und in verschiedener Weise, wie oben dargelegt. Leitet man aber, wie wir es oben ausgeführt haben, die Kiemen von Tracheenlungen ab, dann ist man auch nicht mehr gezwungen in den Tracheenlungen die ursprünglichsten Atmungsorgane der Arachniden zu erblicken.

Vielmehr können dann die Tracheen die ältesten Atmungsorgane der Arachniden gewesen sein, aus denen sich die Tracheenlungen erst entwickelten. — Damit fällt jede Veranlassung einen polyphyletischen Ursprung der Tracheen bei den Arachniden anzunehmen, fort. Eine verhältnissmässig einfache Ableitung der so verschiedenen Zustände der Atmungsorgane der Arachniden aus einem sehr ursprünglich gebauten Tracheensystem kann angenommen werden.

Die Auffassung, dass die Kiemen der Merostomen aus den Tracheenlungen der Arachniden hervorgegangen sind, ist deshalb von besonderer Bedeutung, weil sie besagt, dass die Merostomen von landbewohnenden Tieren abstammen. Das heisst, diese Auffassung zwingt uns die Merostomen von landbewohnenden Arachniden, die in ihrem Baue den jetzigen Scorpioniden sehr nahe gestanden haben müssen, abzuleiten. Sie dreht die ganze Lankester'sche *Limulus*-Theorie um.

Diese Konsequenz der oben skizierten Ableitung der Atmungsorgane der Merostomen kann hier nicht weiter ausgeführt werden. Es sei dazu verwiesen auf eine Arbeit über das *Limulus*-Problem von Professor Dr. R. Demoll und mir, worin dieser ganze Fragenkomplex eingehend behandelt wird, und welche Arbeit hoffentlich in nicht all zu langer Zeit in Spengel's Ergebnissen der Zoologie wird erscheinen können. Darin ist auch die Literatur eingehend behandelt worden; im besonderen ist darin auch der Arbeiten der vereinzelten Autoren gedacht, die eine Abstammung der Merostomen von Arachniden vertreten haben (Simroth 1891; Jaworowski 1894; Bütschli 1904; p. 179; Montgomery 1909, A. Haller 1912).

LITERATUR.

BÖRNER, CARL (1904), Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen, in: Zoologica, Heft 42, vol. 17.

BÜTSCHLI, O. (1904), Diskussion zu Ziegler, das Zoologische System im Unterricht, in: Verhandl. deutsch. Zoolog. Gesellschaft 1904, p. 179.

CARPENTER GEORGE H. (1903), On the relationships between the classes of the Arthropoda, in: Proc. Roy. Jrish Acad., vol. 24, Lect. B, p. 320—360.

CLARKE, JOHN. M. & R. RUEDEMANN (1912), The Eurypterida of New-York, in: New-York State Museum, Memoir 14.

HALLER, B. (1912), Ueber die Atmungsorgane der Arachnoiden, in: Arch. mikrosk. Anat., vol. 79, Abt. 1, p. 1—58.

HEYMONS, R. (1905), Ueber die Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Solifugen, in: C. R. 6ième Congrès intern. Zool., Session Berne 1904, p. 429—436·

HOLM, G. (1898), Ueber die Organisation von Eurypterus Fischeri Eichw., in: Mém. Acad. imp. Sci. St. Pétersbourg, (8) vol. 8, 1899.

JANECK, R. (1909), Die Entwicklung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen, in: Jena. Zeitschr. Naturwiss., vol. 44 (neue Ser. vol. 37), p. 587—646.

JAWOROWSKI, A. (1894), Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speziell bei Trochosa singoriensis Laxm, in: Zeitschr. wiss. Zool., vol. 58, p. 54—78.

KASSIANOW, N. (1914), Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie), in Biolog. Ctbltt. vol. 34, p. 8—46, 108—149, 170—213, 221—247.

KAUTSCH, G. (1909), Ueber die Entwicklung von Agelena labyrinthica Clerck, I. Teil, in: Zool. Jahrb. vol. 28, Anat., p. 477—538.

——, (1910), ibid., II. Teil, ibid. vol. 30, Anat. p. 535—602.

KINGSLEY, J. S. (1885), Notes on the embryology of Limulus, ln: Quart. Journ. microsc. Sci., (new Ser.), vol. 25, p. 521—572.

——, (1893), The embryology of Limulus, Prt 2, in: Journ. Morphology, vol. 8, p. 195—268.

LANKESTER, E. RAY (1881), Limulus an Arachnid, in: Quart. Journ. microsc. Sci. (new Ser.), vol. 21, p. 504—548, 609—649.

LANKESTER, E. RAY (1885), New Hypothesis as to the relationship of the lungbook of Scorpio to the gillbook of Limulus, ibid., vol. 25, p. 339—342.

LANKESTER, E. RAY, BENHAM & BECK (1885), On the muscular and endoskeletal systems of Limulus and Scorpio, in: Trans. zool. Soc. London, vol. 11, p. 311—384.

LAURIE, M. (1894), On the morphology of the Pedipalpi, in: Journal Linn. Soc. London, Zool., vol. 25, 1896, p. 20—48.

MAC LEOD, J. (1884), Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides, in: Archives de Biologie, vol. 5, p. 1—34.

METSCHNIKOFF, E. (1871), Embryologie des Scorpions, in: Zeitschr. wiss. Zool., vol. 21, p. 204—232.

MONTGOMERY, TH. H. Dr. (1909), On the spinnerets, cribellum, colulus, tracheae and lungbooks of Araneads, in: Proceed. Acad. Sci. Philadephia, vol. 61, p. 299—320.

——, (1909 B.), The development of Theridium, an Aranead, up to the stage of reversion, in Journ. Morphology, vol. 20, p. 297—352.

OUDEMANS, A. C. (1906), Das Tracheensystem der Labidostomidae und eine neue Klassifikation der Acari, in: Zool. Anz., vol. 29, p. 633—637.

POCOCK, R. J. (1893), On some points in the morphology of the Arachnida (s. s.) with notes on the classification of the group, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6) vol. 11, p. 1—19.

PURCELL, W. F. (1909), Development and origin of the respiratory organs in Araneae, in: Quart. Journ. microsc. Sci., vol. 54, p. 1—110.

——, (1910), The phylogeny of the tracheae in Araneae, in: Quart. Journ. microsc. Sci., (new Ser.) vol. 54, p. 519—564.

REUTER, E. (1909), Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden, in: Acta Soc. sc. Fennicae, vol. 36, N°. 4.

SARLE, C. J. (1903), A new Eurypterid fauna from the base of the Salina of Western New-York, in: New-York State Mus., Annual Report for 1902, N°. 2, 1904, p. 1080—1108; Bulletion 69, Report State Palaeontologist, 1903.

SIMROTH, H. (1891), Die Entstehnng der Landtiere. Leipzig.